异色瓢虫(*Harmonia axyridis*)鞘翅色斑二个新等位基因和嵌镶显性遗传学说的再证实

谈家桢　胡楷

（复旦大学，上海）（西北大学，西安）

一、前　　言

异色瓢虫是一个鞘翅色斑表现多态的亚洲物种。但在苏联西伯利亚中西部阿尔泰地区群体几乎单一地由黑底小黄斑的花斑型*axyridis* (S^{m}) 所组成，在我国东北黑龙江几乎全为黄色或黄底带有不同数目小黑点的黄底型*Succinea*(ss)所组成；由北向南黄底型的百分比逐渐减小，增添了黑底大黄斑类型。因此，常见的有三型：由浅色的黄底型和深色的四窗型*Spectabilis*(S^{s})和二窗型*conspicua*(S^{c}) 所组成，越向南深色类型越趋增多。鞘翅色斑各型的频率，在其广大的分布区内有着地理性的变化，但各局部地区亦有相对稳定的一定的频率，标志着该局部地区的群体的特征 (Tan, 1932; Dobzhansky 1951)。除上述空间的变化外，也存在着季节性的变化等 (Mayr, 1963; Tan, 1948)。群体中除上述三种基本类型外，尚有罕见类型，各罕见类型也以一定的低频率而出现，实际上，每一型中尚可细分为二窗型—1 (S^{c1})，二窗型—2 (S^{c2})，黑缘型—1 aulica—1 (S^{A1})，黑缘型—2 aulica—2 (S^{A2})等，除黄底型小黑斑的大小及多少部分地与环境有关外，余皆精确地遗传(Tan, 1932; Tan, 1946)。（见图6）。在遗传上，鞘翅色斑的黄色部分为隐性，黑色部分为显性；在杂交子代个体上，双亲的黑色部分都表现出来，这种特殊的遗传方式最初为谈家桢所确定，经过系统的实验分析提出了嵌镶显性遗传理论 (Tan, 1946)。

本文报导鞘翅色斑的二个新等位基因，并利用它们和罕见等位基因的杂交，再次证实嵌镶显性遗传理论。

二、材料和方法

1965年我们在西安地区发现二个鞘翅色斑新等位，是我们自1962年起至1965年止，

本文于1980年3月8日收到。

历年来随机采集的9839只标本中，以及国内外文献中所没有记载过的新类型，由其在群体中以低的频率而出现及由其表型观察分析，可以预期它们是与隐性类型黄底型的杂合体，经系统实验分析确证是遗传性状。

罕见类型横条型 *transversifascia* (S^T) 在西安地区野生群体中的频率为0.03—0.33%（1963—1965年期间），黑缘型 (S^A) 是罕见类型中频率较大的类型，占1.04—1.88%（1963—1965年）。从野生群体中采得的上述两类型个体，由其低频率而持有及由其表型判断，可以预期它们的基因型各为：S^Ts，S^As，是与黄底型的杂合体。我们由1963年开始作上述二型杂交及提纯的工作。

将杂交亲体成对地置于玻璃指管中，每日饲以活蚜虫。产卵后，将卵块移出，孵化后，每一只幼虫分别置一指管饲养，以免同类自相残食影响数据。指管经常洗换消毒。

三、实验结果

（一）鞘翅色斑的二个新等位基因的确定

现先将二种新类型个体的特点作一简单描述如下：

1.眉肩型*supercilia*(S^{Su})

基本属于浅色类型。前胸背板基色为白色，在中线两侧共具两对黑斑，黑斑分开并不连成M型。小盾片为乳白色。鞘翅基色橙黄，唯鞘翅基部具横长三角形黑色斑纹，状似黑眉，两翅合为两撇。这个突变体命名眉肩型Supercilia(S^{Su})（见图1）。

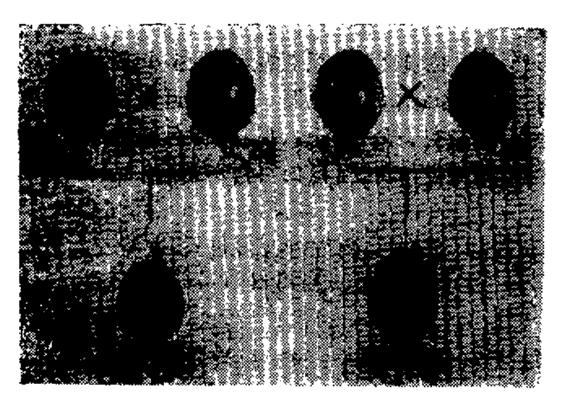


图1 异色瓢虫二新等位与罕见等位的杂交（自左至右）

第一列 杂交亲体：

横条型(S^T×条点型(S^{Id})（眉肩型(S^{Su})×均色型(S^E)

第二列 杂交子代：

S^T/S^{Id}, S^{Su}/S^E

Fig. 1. Two new alleles of *Harmonia axyridis* crossed with two rare alleles. (From left to right)

First row. Parent pair:

transversifascia (S^T) × interduo (S^{Id})

supercilia (S^{Su}) × equicolor (S^E)

Second row. hybrids:

S^T/S^{Id}, S^{Su}/S^E

2.条点型interduo(S^{Id})

基本上属于深色类型。前胸背板基色为黑色，两侧为卵圆白色大斑。小盾片为黑色。鞘翅基色为黑色，但于前2/5处具一橙黄横斑，横斑近似罕见类型横条型（S^T），但较之为窄，占整个鞘翅之1/5左右，近鞘缝处横斑最宽前向突出呈三角形尖端。于鞘翅后2/5处又具一橙黄圆斑，类似四窗型（S^S）的圆斑。故命名为条点型interduo(S^{Id})。（见图1）

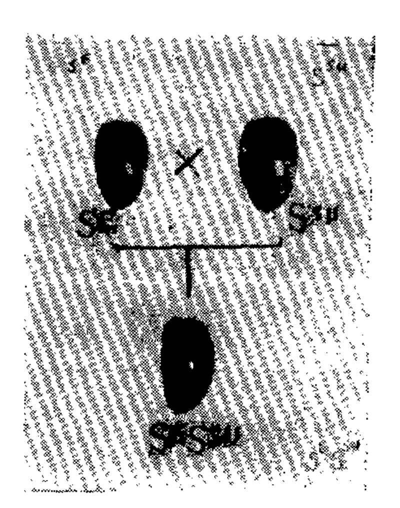


图2　均色型(S^E)×眉肩型(S^{Su})及其杂合子代（右侧鞘翅自左至右）

第一列　杂交亲体：均色型(S^E)×眉肩型(S^{Su})

第二列　杂交子代：S^E/S^{Su}

Fig.2　equicolor(S^E)×supercilia(S^{Su}) and their hybrid. (From left to right, elytrum of the right side)

First row: parent pair equicolor(S^E) ×supercilia (S^{Su})

Second row: hybrid S^E/S^{Su}

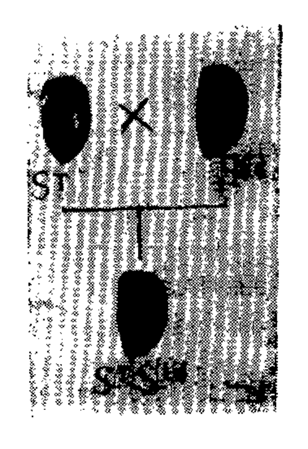


图3　横条型(S^T)×条点型(S^{Id})及其杂合子代（右侧鞘翅自左至右）

第一列　杂交亲体：横条型(S^T)×条点型(S^{Id})

第二列　杂交子代：S^T/S^{Id}

Fig.3　transversifascia (S^T)×interduo(S^{Id}) and their hybrid(From left to right, elytrum of the right side)

First row: parent pair transversifascia (S^T) ×interduo (S^{Id})

Second row: Hybrid, S^T/S^{Id}

杂交结果：

1.新类型×黄底型

上述眉肩型（S^{Su}）及条点型（S^{Id}）两突变个体皆为雌体，各与一鞘翅色斑橙黄无黑斑的黄底型（ss）雄体交配，黄底型是隐性纯合体。结果分别见表1和2：

表1：S^{Su}/s♀×ss♂的F_1：

基因型	S^{Su}/s	s/s	共计（只）
个体数	3	7	10
预期比数	1	1	

表2：S^{Id}/s♀×ss♂的F_1：

基因型	S^{Id}/s	s/s	共计（只）
个体数	7	8	15
预期比数	1	1	

2.新类型×罕见类型

再将上述F_1新等位处女雌各与实验室维持的罕见等位均色型（S^E）及横条型（S^T）杂交。选择这两种罕见等位杂交，是因为它与新等位的杂合体可以从表型上无误地识别，（见图1及2，3，），以期达到排除隐性等位黄底型的目的。

上述两组杂交，得F_2代分别如下表3和4：

表3 S^{Su}/s♀×$\begin{cases} S^E/s♂_1 \\ S^E/S^E♂_2 \end{cases}$的子代：

基因型	S^{Su}/s	S^{Su}/s	S^{Su}/S^E	s/s	共计（只）
个体数	13	6	8	9	38
预期比数	♂$_1$ 1	0	1	0	
	♂$_2$ 1	1	1	1	

表4 S^{Id}/S♀×S^T/S^T的子代：

基因型	S^T/s	S^T/S^{Id}	共计（只）
个体数	30	30	60
预期比数	1	1	

由上图可见，由于黑色是显性，S^{Su}/S^E杂合体既具雌亲眉肩的两撇黑眉，又具雄亲均色的鞘翅末端的黑色部份；在S^{Id}/S^T杂合体中，鞘翅末端的小圆斑被掩盖，但横条不像横条型的那末宽，其特征是条点型的。

再将上述两种杂合体相互交配，以期得到新等位同合体。其结果分别列在表5和6上：

表5 S^{Su}/S^E×S^{Su}/S^E的子代

基因型	S^E/S^E	S^{Su}/S^E	S^{Su}/S^{Su}	共计（只）
个体数	12	8	1	21
预期比数	1	2	1	

表6　　$S^{1d}/S^{T}\times S^{1d}/S^{T}$的子代

基因型	S^{1d}/S^{1d}	S^{1d}/S^{T}	S^{T}/S^{T}	共计(只)
个体数	3	6	3	12
预期比数	1	2	1	

从眉尖型的杂交组合，得到$S^{su}S^{su}$同合体。这只同合体的前胸背板为黑色，两侧具卵圆大白斑，一反过去的情况，是由于自均色型的亲体前胸背板类型而来。

分析上述各组杂交数据，可以发现眉尖型的个体数总达不到预期的比例，特别是同合体偏离理论预期更远。我们发现杂交组合中蛹期的死亡率很大，可能是这种罕见等位的生活力较低之故。同时，条点型的生活力与横条型相近，虽实验数据不多，却附合预期比数。上述发现的二个新等位基因，经遗传分析确定都按嵌镶显性遗传，是鞘翅色斑的遗传性状。

（二）鞘翅色斑罕见等位基因的杂交。

Ⅰ．$S^{A}/s\times S^{T}/s$

如前所述横条型（S^{T}）及黑缘型（S^{A}）个体，可以预期其基因型各为$S^{T}s$及$S^{A}s$（见图4及5）。此两型个体杂交的结果，将会出现四种可能的基因型和表型的组合，为：ss，sS^{A}，sS^{T}，$S^{T}S^{A}$，其比率应为1:1:1:1。

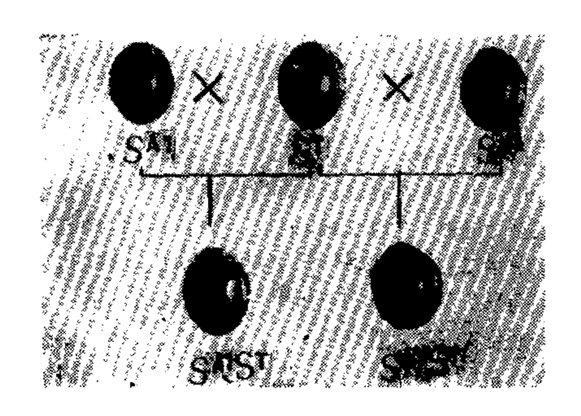


图4　黑缘型(S^{A})×横条型(S^{T})及其杂合子代（自左至右）
第一列　杂交亲体黑缘型—1 (S^{A1})横条型(S^{T}，黑缘型—2 (S^{A2})
第二列　S^{A1}/S^{T}，S^{A2}/S^{T}

Fig.4　aulica×transversifascia and their hybrlds(From left to right)
First row: parents aulica—1 (S^{A1}), transversifascia(S^{T}), aulica—2 (S^{A2})
Second row: S^{A1}/S^{T}, S^{A2}/S^{T}

我们在1963年5月开始进行此项工作，实际得子代类型及数目如表6。

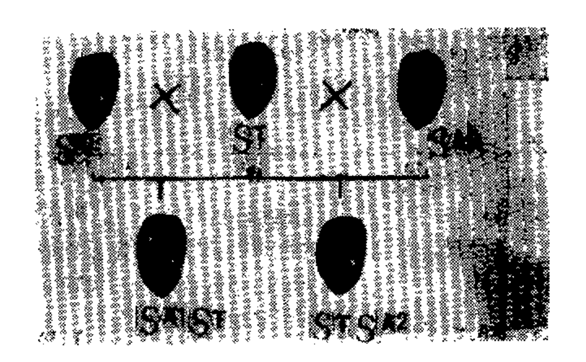


图 5　黑缘型(S^A)×横条型(S^T)及其杂合子代（自左至右）

第一列　杂交亲体黑缘型—1 (S^{A1})，横条型(S^T)，黑缘型—2 (S^{A2})

第二列　杂交子代S^{A1}/S^T，S^{A2}/S^T

Fig. 5　aulica(S^A)×transversifascia(S^T) and their hybrids

First row: parents, aulica—1 (S^{A1}), transversifascia(S^T), aulica—2 (S^{A2})

Second row: hybrids, S^{A1}/S^T, S^{A2}/S^T

表 6　$S^A/s \times S^T/s$的子代

基因型	S^Ts	S^TS^A	S^As	ss
个体数	13	11	18	16
预期比数	1	1	1	1

$x^2=2.200$　　$\rho=0.50—0.75$

实验结果符合理论预期比率。

在这一杂交组合中，有一点应该指出，即S^TS^A罕见等位的杂合体，依据嵌镶显性理论，它的基因型在表型上能够清楚地显现出来，S^TS^A与S^Ts和S^As的区别一望可知（见图5第一例中，横条型及第二列黑缘型S^A/S^T之间的区别）。将S^TS^A个体选出，互相交配，所得子代中表型为横条型（S^T）和黑缘型（S^A）者必皆为同合体无疑。可用这样简捷的方法得到纯系，而将黄底型隐性基因（s）除去。

1964年4月，在开始进行提纯系工作之前，为要得到更多的S^TS^A杂合体，又进行了1963年同样的杂交工作，所得子代基因型及个体数如表7。

表 7　$S^T/s \times S^A/s$的子代

基因型	S^Ts	S^TS^A	S^As	ss
个体数	9	12	11	8
预期比数	1	1	1	1

$x^2=1.0000$　　$\rho=0.75—0.90$

实验结果符合理论预期比率。

Ⅰ. $S^A/S^T \times S^A/S^T$

将上述1963年及1964年两年中进行的杂交子代中的S^TS^A相互交配，由其所得的下代的类型及数目如表8：

表8 $S^A/S^T \times S^A/S^T$的下代

基因型	S^AS^A	S^TS^A	S^TS^T
个体数	24	52	21
预期比数	1	2	1

$x^2=0.6689$ $\quad p=0.50—0.75$

实验结果符合理论预期的1:2:1。

更将以上所得S^AS^A及S^TS^T同合体各自进行纯品系繁殖，到1965年底，共计繁殖了三代，用于其它实验没有发现不纯的情况，可见其鞘翅色斑基因已经纯合，再次证实嵌镶显性遗传是异色瓢虫鞘翅色斑遗传的独特方式。

四、讨 论

本文通过上述二个新等位基因及罕见等位基因的杂交，再次证实了谈家桢（Tan, 1946）所确立的异色瓢虫鞘翅色斑遗传的嵌镶显性理论。故而异色瓢虫的野生群体，实际上是由绝大部分的常见类型及其杂合体所组成，这种组成的频率即集体基因型标志着该局部地区的群体特征；另外加上一些罕见类型个体，使异色瓢虫鞘翅色斑的多态更增添了丰富多彩的变异性。异色瓢虫的这种特点，当然早就为人所注意，遗传学上的分析及嵌镶显性理论，结束了研究史上那种主观命名的历史（Korschefsky1932，曾分别订过105种学名）（Korschefsky, 1932）

异色瓢虫鞘翅色斑的这种多态虽然是较少见的，但并非特殊的现象。其实，所有的孟德尔式群体包括人类在内，多少均是多态的，过去从形态学上，染色体结构上，基因的表型上进行了大量的研究(Dobzhansky et.al.1937; Ayala, 1978; Dobzhansky et.al. 1977)，现今则发展到分子水平上，更精确地从蛋白质及同功酶上的多态，来分析为之记码基因的变异，从此来估计群体的变异幅度，证明了群体的变异性比过去达尔文所设想的要大得多(Ayala, 1978; Ayala et Campbell, 1974)。

种内的多态增加了适应环境的效率，异色瓢虫以其各型的适合比例来为在广大的地理分布区上和季节上的变化，作机动灵活的适应调整，即以分歧的基因库的方式来适应其亚环境及同一环境中季节上的变化。这种变化主要是由于杂合有利性及依赖于频率的选择所造成的，群体是选择作用的单位和适应的单位(Dobzhanskyet. al. 1977)。其罕见等位亦能在群体中经常地以低的频率来持有，使群体基因库具有大量的预先存在的备用的遗传变异性，使之对环境的改变具有作出随时反应的能力。这种能力亦非异色瓢虫所独具，但异色瓢虫是一个典型的实例，除其鞘翅色斑外，还有其它的群体特性，例如，性比问题（Hu, 1979）都是研究群体遗传进化的好材料。

参 考 文 献

Ayala, F. J. & C.A. Campbell 1974 Freguency -dependent selection *Ann. Rev. Ecol 'Syst.* 5:115—138.

Ayala, F.J.1978 The mechanisms of evolution. *Sci. Amer.* 239:56—69.

Dobzhansky, T. 1951 Origin of Species and Evolution. Columbia Univ. prss, New york.

Dobzhansky, T., F. J. Ayala, G. L. Stebbins, J. W. Aalentine 1977 Evolution. Freeman & Comp.San Francisco p. 115—116.

Hu, K. 1979 Maternally inherited "sonless" abnormal sex-ratio(SR)condition in the lady -beetle *Harmonia axyridis. Acta Genetica Sinica* 6(3): 296—304.

Korschefsky, R 1932 Coleopterorum Catalogues. Berlin: W. Junk

Mayr, E. 1963 Animal species and evolution. Harvard univ. press. p. 243, 247, 330

Tan, C.C. & J.C.Li 1932 Variations in the color patterns in the lady-bird beetle, *Harmonia axyridis. Pek. nat. Hist. Bull.* 7.175—193

Tan, C. C. 1946 mosaic dominance in the inheritance of color pattern in the ladybird beetle, *Harmonia axyridis,* genetics 31: 195—210

Tan, C. C. 1948 Seasonal variations of color patterns in *Harmonia axyridis.* Proc. VIII Intern. Congr. genetics, p.669.

ON TWO NEW ALLELES OF THE COLOR PATTERN GENE IN THE LADY—BEETLE, *HARMONIA AXYRIDIS* AND FURTHER PROOF OF THE MOSAIC DOMINANCE THEORY

Tan Jiazhen (C. C. Tan)

(Fudan Univ., Shanghai)

Hu Kai

(Northwestern Univ., Xian)

Abstract

Two new alleles of color patterns not previously reported were found from out of 9839 specimens in natural population of the lady-beetle collected in the vicinity

of Xian, 1964. They are respectively named as *supercilia* (S^{Su}) and *interduo* (S^{Id}), and the characteristic pattern for each is briefly described.

The two newly found color pattern types were first respectively crossed with the ressecive *Succinea* (ss) and the results obtained showed each of them is an independent heritable mutant. When the two kinds of heterozygotes were crossed respectively with the rare alleles *equicolor* ($S^E S^E$) and *transversi fascia* ($S^T S^T$) homozygotes, distinct phenotypically recognizable hybrids between each of them were obtained. Crosses were so designed that not only the mosaic dominance inheritance of the color patterns of the beetle was further demonstrated, but also the pure line of the two new alleles were obtained. With exception of the homozygotes $S^{Su}S^{Su}$, which were found to show a reduced viability as a less fit allele, the progenies of all other combinations of the two new alleles with the tested alleles do not significantly deviate from the mendelian ratio of the expected types.

图 6　异色瓢虫鞘翅色斑多态及其嵌镶显性遗传

Fig. 6. The *polymorphism* of the color patterns of lady-beetle and its mosaic dominance inheritance

一、常见类型common types

1—4 黄底型*Succinea**1　5.四窗型—1　*spectabilis*—1　6.四窗型—2　*spectabilis*—2　7.二窗型—1　*conspicua*—1　8.二窗型—2　*conspicua*—2

二、罕见类型rare types

9.黑缘型—1 *aulica*—1　10.黑缘型—2 *aulica*—2　11.均色型*equicolor*　12.居间型*intermedia*　13.横条型*transversifascia*　14.花斑型*axyridis**2　15.眉肩型*supercilia*　16.条点型*interduo*

三、杂合类型heterozygous types

17.四窗/黄底*spectabilis/succinea*　18.黑缘—1/均色*aulica*—1/*equicolor*　19.黑缘—2/横条*aulica*—2/*transversifascia*　20.眉肩/均色*supercilia/equicolor*

注：本图依取下的右侧鞘翅而作，可清楚地看到边缘色斑形状。

*1 黄底型上的黑斑，可由 0—19（两翅合计），黑斑位置一定，但其数目和大小，部分与蛹期长短有关，低温、高湿黑斑大且多。

*2 花斑型在苏联阿尔泰是群体的主要成员，在我国北部为罕见类型，这与其它罕见类型不同。

